

一种改进的 PAE 方法及其在锦鸡儿组 (锦鸡儿属) 特有性分析中的应用^{*}

张明理

(中国科学院植物研究所 , 北京 100093)

摘要 :针对特有性简约性分析 (PAE) 不足之处 , 提出一个新的改进分析方法。主要区别是 , 新方法对分布区内分类群区分了原始和演化 , 相应地编码为 0/1 ; 为了获取分类群原始和演化的特性 , 分析以分类群分支图为基础。新方法是系统发育与地理分布相统一原理的一个具体的量化探讨。用新方法分析了豆科锦鸡儿属锦鸡儿组 15 种 , 结果表明新方法优于以前的 PAE 方法。用新的改进方法分析得到的可能的祖先分布区是原始类群树锦鸡儿和一大类属内原始类群的分布区。与目前属的起源问题的一般观点相一致。

关键词 :生物地理学 ; 特有性简约性分析 ; 一致性 ; 锦鸡儿组

中图分类号 : Q 948 文献标识码 : A 文章编号 : 0252-2700(2002)02-0147-08

An Improved Method for PAE and Its Application in Endemicity Analysis of Genus *Caragana*, Sect. *Caragana* (Fabaceae)

ZHANG Ming-Li

(Institute of Botany , Chinese Academy of Sciences , Beijing 100093 , China)

Abstract : Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) proposed by Rosen (1985) is an analytical method for biogeography. The method , however , had some shortcomings , as it does not present a method to separate primitive and advanced taxa in their distribution areas. In the present paper , an improved PAE method is proposed to satisfy the demand. The primitive and advanced taxa are indicated by the signs 0 and 1 respectively. Both primitive and advanced characters of taxa are confirmed by means of taxon cladogram. The improved method emphasized the congruence of phylogeny and geographic distribution of taxa , viz. the ancestral areas of the taxa should be coincident with that the primitive taxon distributed , in other words , the " basal " position of the area cladogram is the same with the primitive taxon on the taxon cladogram. Through analysis of sect. *Caragana* (*Caragana*) including 15 species used the improved method , the author comes to a conclusion that the analytical result is better than that used by PAE proposed by Rosen. According to the area cladogram , the Far East-Northeast China , Altai-sayan and North China-Qinling Mountains are the primitive areas where are also the distributional realm of *Caragana arborescens* and other primitive species of *Caragana*. The results in this paper are coinciding with the conclusions pro-

* 国家自然科学基金资助项目 (No. 49971006 , 39870054) 和中国科学院知识创新工程项目 (KSCX - 2 - 1 - 06B)
收稿日期 : 2001-05-21 , 2001-08-15 接受发表

作者简介 : 张明理 (1959-) 男 , 研究员 , 主要从事植物系统学和生物地理学研究。

posed by some authors for the origin of the genus.

Key words : Biogeography ; Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) ; Congruence ; Sect. Caragana

1 问题的提出

特有性简约性分析 (Parsimony Analysis of Endemicity , PAE) 作为生物地理学的一个分析方法 , 是由 Rosen (1985 , 1988) 从地质学角度提出来的 , 它直接根据所研究的分布区内分类群的有无作为分布区的二元特性 , 借用简约性原理及其计算方法 (Farris , 1970 ; Humphries & Funk , 1984) , 建立分布区 (area) 之间的分支图 , 称为 PAE 分布区分支图 (area cladogram) , 表达了分布区之间的关系。这一方法 , 有别于扩散生物地理学 (dispersal biogeography) 系统发育生物地理学 (phylogenetic biogeography) 泛生物地理学 (panbiogeography) 和分支生物地理学 (cladistic biogeography) 的一种独立的方法 (Morrone & Crisci , 1995) 。对这一方法 , 我们也曾作过一些应用 (张明理 , 1997b) 。

然而 , PAE 方法要点是在构建分布区分支图时 , 所应用的编码方式是 1 、 0 , 分别表达某分布区内有、无类群的分布。分布区有某类群分布编码为 1 , 作为这个分布区的特征 , 是可以被人理解的 ; 以分布区之间某些分类群所共有 , 类比分支系统学中的共近裔性状 (synapomorphy) , 来建立分布区的关系也是可行的 (Rosen , 1988) 。但是 , 考虑分布区内类群的特性以及特有分布时 , 则有古特有和新特有之区别 ; 从系统发育的角度考虑 , 这些类群有原始和演化的特征。若笼统地以编码 1 来处理分布特有而不加区别 , 则掩盖了类群的特征 , 即把原始或演化一概作为同样的特征 , 从这个意义来看 , 很显然是不合理的 ; 同时 , 在以分布区和类群特性组成的基本矩阵中 , 龙贝格置根 (Lundberg rooting) 0 , 0 , 0 , . . . 是作为原始分布区 (Rosen , 1988) , 那么 , 一些具有较多的原始或古特有类群的分布区 , 按照 PAE 分析编码方式 , 则有较多的编码 1 , 可能被处理为衍生的分布区 , 与实际分布相矛盾。本文试图对作为分布区内特有分布这一特征 , 从系统发育的角度对分类群进行区别 , 从而提出一个改进的方法 ; 进而分析锦鸡儿属内锦鸡儿组的种类 , 它是属内较为原始的一组 (张明理 , 1997c) , 特有现象明显。

2 基本想法

在系统发育和生物地理学分析中 , 我们对特有类群和分布区的理解和处理基于以下的考虑和假设 :

(1) 由现存的植物地理分布式样推断起源与演化 , 是生物地理学的基本思路 ; 建立分布区之间的关系 , 主要采用分支系统学和隔离分化生物地理学的手段 , 以系统发育为基础 , 这是目前历史生物地理学一个主要的分析途径 (Myers & Giller , 1988 ; Morrone & Crisci , 1995) 。

(2) 原始类群所在地 , 特别是一大类原始类群所在地 , 最有可能被推断为所谓的祖先分布区 (ancestral area) 。这当然需要分析过程。祖先分布区是生物地理学中利用分布区分支图 (area cladogram) 确定原始分布区所用的术语。最近几年 , Bremer (1992 , 1995) 、 Ronquist (1994) 、 Axelius (1991) 、 Harold & Mooi (1994) 等对其讨论较多。Bremer (1992) 认为祖先分布区是对扩散生物地理学中起源中心概念的一种中立 (neutral) 的说法 , 因为

起源中心这个词常被现代生物地理学家尤其是隔离分化生物地理学家所批评和反对，也就是说，Bremer 既不全赞成扩散生物地理学中起源中心的观点，也不赞成隔离分化的观点，他认为原始分布区比起其后裔分布区总是小一些，后裔分布区是扩散、扩张大的结果；同时很重要的是，Bremer (1992, 1995) 讨论所谓的祖先分布区采用演绎计算分析的手段。我们认为，在生物地理学中，就植物的扩散和隔离分化而言，由某个扩散中心起源，进行长距离扩散，如跨洋扩散，由于植物迁徙传播能力的局限，总是令人怀疑；由于大的地史事件对植物分布的影响和作用，用隔离分化去解释似乎更为可取。植物长距离扩散在中新世已基本停止 (Takhtajan, 1969；汤彦承和李良干, 1996)，用隔离分化的观点去分析解释较为合理，尤其是本文中涉及的锦鸡儿属这样晚近分化的分类群。在分析生物地理学的演绎和数据处理过程中，特有性简约性分析并不代表什么学派的观点，重要的是对分析所得到的分布区分支图的解释采用什么学派的观点。

(3) 遵循系统发育与地理分布相一致的原理，在一般情况下，分类群分支图 (taxon cladogram) 与分布区分支图分支顺序等应有类似的涵义，都是从原始向演化方向分支和分叉。类群较为原始，所在分布区相应地较为原始；类群演化，所在分布区亦应演化，即分类群演化与分布区演化是一致的 (congruence)。把原始类群分布区标定为 0，衍生类群的分布区均认为是衍生分布区，标定为 1。这样，分布区作为生物地理学中的特征，有了原始与演化特征的区分，与分支系统学中分类群的特征及其编码方式类似，以此建立分布区分支图的基础。

(4) 简约性作为分支系统学的一个基本原则，在系统发育研究中已被广泛接受 (Humphries & Funk, 1984)。本文也采纳进化的简约性假设 (parsimony) 及其相应计算方法。

基于以上想法，并考虑 PAE 的不足之处，设定分析特有分布的下面步骤。

3 计算步骤

(1) 建立类群分支图 (taxon cladogram)，选定所要讨论的分布区。建立类群分支图，即一般的分支分析，对分类群的性状作极性分析，利用目前的一些程序软件包如 PAUP、Hennig 86 进行简约性分析，建立一个分类群的分支图。

(2) 确定类群分支图中结点 node 1, node 2, …, node k，这些结点也就是产生分支图过程中的假设分类单位 (hypothetic taxonomic units) (Farris, 1970)。选择这些结点的目的是为了确定分类群那些原始，那些进化。在选择这些结点时，不宜太靠近分类群分支图的“根部”或“顶部”，所选结点也不宜太靠近。

(3) 从分支图根部开始，对某个结点，列成分布区/分类群 (areas/taxa) 矩阵，其中元素的确定，根据结点位置，在结点以下靠近根部的类群，与其所在分布区对应的元素标记为 0，无这些类群分布的分布区，以及结点以上的远离根部的类群所在分布区所对应的元素均标记为 1。

(4) 对某个结点组成的分布区/分类群矩阵进行简约性分析，得到分布区分支图。简约性分析包括一致性 (consensus) (Farris, 1988) 分析，因此分布区分支图是唯一的。

(5) 重复以上 (2) ~ (4)，得到数个结点 node (1, 2, …, k) 的分布区分支图，有 k 个结点，就有 k 个分布区分支图。然而对它们进行一致性分析，可以得到一个最终的分布区分支图。

4 应用：锦鸡儿组的研究

本文用锦鸡儿属锦鸡儿组来说明上述计算步骤。锦鸡儿属 *Caragana* Fabr. 约有 80 种，是一个温带亚洲分布型属（吴征镒，1991）。对这个属的分类和分布研究（Komarov, 1908；Pojarkova, 1945；Sanchir, 1980；Gorbunova, 1984；Yakovlev & Svjazena, 1984, 1985；赵一之, 1993；刘瑛心, 1993），以及我们近来经过对其分类系统和种系发生关系的研究表明（张明理, 1997c），宜设 5 组和 12 系，其中锦鸡儿组 Sect. *Caragana* 所含 15 种具有较多的祖征，也排列在分支图的根部。我们对锦鸡儿属的分析基于 24 个形态学、染色体核型和花粉形态等性状（张明理, 1997c）。本文对锦鸡儿组 20 个形态学性状及其极性的详尽分析确定见附录 1。应用 Hennig 86 (Farris, 1988) 进行分支分析，得到这个组 15 种的分支图，见图 1。讨论的分布区，根据吴征镒（1979）和 Takhtajan（1986）的区系区划方案，针对锦鸡儿属的分布划分为 13 个，锦鸡儿组 15 种在 13 个分布区中分布于其中的 9 个，具体分布见表 1。

表 1 9 个分布区与锦鸡儿组 15 种的分布

Table 1 Nine areas and the distributions of 15 species of Sect. *Caragana*

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
Far East	+												
Altai Sayan	+												+
Mongoliap					+					+	+	+	
N China Q Lm	+		+			+	+	+	+	+	+	+	
Hengduann				+									
Balut Afgha					+	+							
Centr Asia	+												+
Tianshamn		+	+										
Pamir Alai		+			+	+	+						

1 Far East--Northeast China 前苏联远东--中国东北, 2 Altai--Sayans 阿尔泰--萨彦岭, 3 Mongolia Plateau 蒙古高原, 4 North China--Qinling Mountains 华北--秦岭, 5 Hengduan Mountains 横断山脉, 6 Baluchistan--Afghanistan 傈路支--阿富汗, 7 Central Asia 中央亚细亚, 8 Tianshan Mountains 天山, 9 Pamir--Alai 帕米尔--阿赖 00-*C. arborescens* Lam., 01-*C. soongorica* Grub., 02-*C. turkestanica* Kom., 03-*C. zahli-bruechneri* Schneid., 04-*C. boisi* Schneid., 05-*C. prainii* Schneid., 06-*C. decorticans* Hemsl., 07-*C. stipitata* Kom., 08-*C. purdonii* Rehd., 09-*C. microphylla* Lam., 10-*C. litwinowii* Kom., 11-*C. pekinensis* Kom., 12-*C. davurianae* Sancz., 13-*C. korshinskii* Kom., 14-*C. bungei* Ldb.

锦鸡儿属锦鸡儿组的同样分布数据（表 1），用 PAE 方法亦进行了分析，即直接根据分布区内分类群的有无，对分布区进行简约性分析，得到分布区分支图（图 3）。

对表 2 作简约性分析，得到分布区图，结果见图 2。

按照上述计算步骤(2), (3)，在图 1 中，选定结点 node 1。对 node 1 靠近根部的 6 个种类 *C. arborescens*, *C. soongorica* 等（标号 00, 01, 02, 04, 06, 07）对应所在分布区元素标为较原始的 0，这 6 种无分布和其余种类分布区则标定为 1，这样则组成 node 1 的分布区/类群矩阵，如表 2。

在图 1 中，对结点 node 2, node 3, node 4 如法炮制，可获得如表 3、表 4 和表 5 的分布区/类群矩阵，也依次作简约性分析，即重复分析步骤(2)~(4)，分别得到下列分布区分支图。

node 2 : (Far East, Altai Sayan, N China, (Mongolia, Hengduan, (Central Asia, Tianshan), (Balchistan, Pamir Alai))) L = 9, CI = 0.88, RI = 0.83

node 3 : (Far East, Altai Sayan, N China, (Mongolia, Hengduan, (Central Asia, Tianshan), (Balchistan, Pamir Alai))) L = 12, CI = 0.91, RI = 0.83

node 4 : (Far East, Altai Sayan, N China, (Mongolia, Hengduan, (Central Asia, Tianshan), (Balchistan, Pamir Alai))) L = 13, CI = 0.92, RI = 0.83.

由于以上这 3 个结点的分布区分支图与图 2 所示的分布区分支图结构一致，故没有必要作一致性分析而求得共有的分布区分支图，图 2 所示分布区关系即认为是分析的最终结果。

为了比较本文的改进方法和 PAE 方法，对锦鸡儿属锦鸡儿组的同样分布数据（表 1），用 PAE 方法亦进行了分析，即直接根据分布区内分类群的有无，对分布区进行简约性分析，得到分布区分支图（图 3）。

表2 对图1中结点1所组成的分布区/类群矩阵

Table 2 An areas/taxa matrix for node 1 as in Fig 1

	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1
	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4
Far East	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Altai Sayan	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Mongoliap	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
N China Q Lm	0 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1
Hengduannm	1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Balut Afgha	1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Centr Asia	1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Tianshamn	1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Pamir Alai	1 1 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1

表4 对图1中结点3所组成的分布区/类群矩阵

Table 4 An areas/taxa matrix for node 3 as in Fig 1

	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1
	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4
Far East	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Altai Sayan	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Mongoliap	1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1
N China Q Lm	0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 1 1
Hengduannm	1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Balut Afgha	1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1
Centr Asia	1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Tianshamn	1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Pamir Alai	1 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1

表3 对图1中结点2所组成的分布区/类群矩阵

Table 3 An areas/taxa matrix for node 2 as in Fig 1

	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1
	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4
Far East	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Altai Sayan	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Mongoliap	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
N China Q Lm	0 1 1 0 1 1 0 1 0 1 1 1 1 1 1
Hengduannm	1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Balut Afgha	1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1
Centr Asia	1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Tianshamn	1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Pamir Alai	1 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1

表5 对图1中结点4所组成的分布区/类群矩阵

Table 5 An areas/taxa matrix for node 4 as in Fig 1

	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1
	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4
Far East	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Altai Sayan	0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Mongoliap	1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 1
N China Q Lm	0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 1 1
Hengduannm	1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Balut Afgha	1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1
Centr Asia	1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Tianshamn	1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Pamir Alai	1 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1

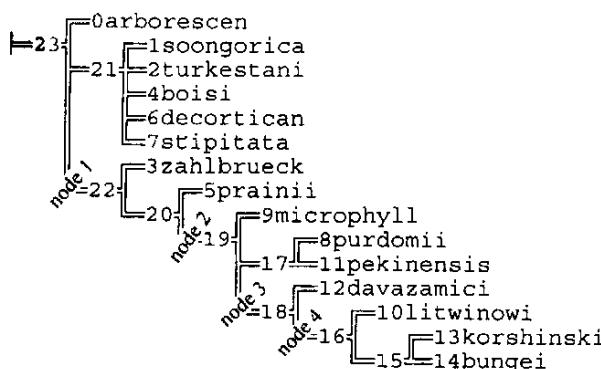


图1 锦鸡儿组15种的分支图，选择ie和Nelson一致性分析

Fig. 1 Strict consensus of 6 equal parsimonious cladograms for 15 species in Sect. Caragana
($L = 23$, $CI = 0.52$, $RI = 0.65$, options ie and Nelson consensus)

5 讨论

5.1 关于改进的新方法

本文所提出的方法，与 Rosen (1985, 1988) 的 PAE 不同之处，在于强调和依赖系统发育，以类群的分支图为基础，注重类群作为特有分布，以编码 0/1 区别原始与演化。这一编码方式，与一般分支系统学中性状极性的编码形式相同，也与有关分支分析程序接轨，易于被人理解是合理的；同时也可明确地分析分布区分支图中分布区的原始与演化关系，如同分

析分类群分支图中分类群的原始与演化关系一样，但 Rosen (1985, 1988) PAE 方法中分布区分支图的分布区原始与演化关系是不谈的。在本文中分析分类群分支图的目的是为了确定分类群在分布区内的特性，即区别原始与演化。如果有了类群的原始与演化的处理，对分布区关系的分析则完全与 PAE 的步骤一样，采纳和移植了分支系统学的简约性等原理、方法。

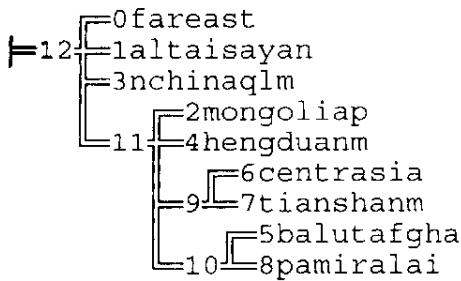


图 2 锦鸡儿组的 9 个分布区分析的分支图，应用新的改进方法，选择 ie 和 Nelson 一致性分析

Fig. 2 An area cladogram used the improved method for 9 areas of Sect. *Caragana* (2 equal parsimonious cladogram, $L = 7$, $CI = 0.85$, $RI = 0.80$, options ie and Nelson consensus)

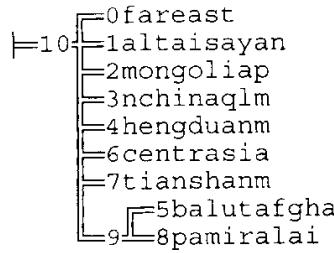


图 3 锦鸡儿组的 9 个分布区分析的分支图，应用 PAE 方法，选择 ie 和 Nelson 一致性分析

Fig. 3 An area cladogram used the PAE method for 9 areas of the Sect. *Caragana* (2 equal parsimonious cladogram, $L = 21$, $CI = 0.71$, $RI = 0.25$, options ie and Nelson consensus)

与 Rosen 的 PAE 方法比较，如上所述，本文所用的方法已作了改进。用锦鸡儿属锦鸡儿组为例，也能说明一些问题。同样对锦鸡儿组的分布数据（表 1），用 PAE 方法得到的分布区分支图（图 3）仅表达了俾路支 – 阿富汗与帕米尔 – 阿赖的相近关系，其它分布区均并列在一起，既看不出它们之间的亲缘，也看不出它们之间哪些原始，哪些进化。而从本文改进方法获得的分布区关系图 2，则不仅能看出一些分布区之间的亲缘关系，如俾路支 – 阿富汗与帕米尔 – 阿赖之间，中亚与天山之间的亲缘关系；而且能看出一些分布区，如前苏联远东 – 我国东北，阿尔泰 – 萨彦岭和华北 – 秦岭位于分布区分支图的“基部”，是锦鸡儿组和锦鸡儿属相对原始的祖先分布区。因此，本文锦鸡儿组的例子，虽然不足以全部说明新方法的优点，但至少说明了新方法与 PAE 方法从思路、方法、计算结果等方面完全是两回事，并且新方法是优于原来 PAE 方法。

本文方法中被选择结点 node k 的个数，从图 2 看很明显，远少于分类群分支图中结点的个数，更少于分类群的个数。一般在分类群分支图中，选择主要结点，以使分类群有所区别为原则，可以根据作者对分类群原始或演化及生物学意义而定。结点之间不宜太靠近，否则结果会相同。也不宜太靠近分支图的“基”部或“项”部，如太靠近之，易见等于分别认为只有个别分类群是原始或演化。同时，随着结点越远离基部并且靠近顶部，实际上是分析中原始类群的增加，而原始类群的增加，相对某个结点组成的分布区/分类群数据矩阵也就改变了，而它是分布区分支图的分析基础。

5.2 改进的方法在锦鸡儿组和锦鸡儿属的应用及其隔离分化问题

分布区分支图（图 2）表明 3 个分布区，前苏联远东 – 我国东北，阿尔泰 – 萨彦岭和华北 – 秦岭位于分布区分支图的“基部”，根据本文的基本想法，它们被认为是祖先分布区，与目前对锦鸡儿属的起源地的看法一致（张明理，1997c），也即分析结果与属的起源

问题一般观点相一致。锦鸡儿属的起源演化，与属内一个关键种树锦鸡儿 *C. arborescens* 有密切关系。根据形态学、核型学资料，这个种被认为是锦鸡儿属内较为原始的种（Moore, 1968；赵一之, 1993；张明理, 1997c），因此它的分布区被当作推断起源演化地的一个根据，分布区分支图表达的祖先分布区恰是树锦鸡儿的分布区。同时也是原始类群即一大类羽状叶多数和叶轴脱落类群的分布区。反过来，原始类群或一大类原始类群的分布区是否是分析计算得到的祖先分布区呢？本文锦鸡儿属较原始类群分布区与祖先分布区是吻合的，但在某些分类群可能不吻合。

由分类群关系、分布区关系到祖先分布区的确定，涉及到系统发育与地理分布相一致的问题，也涉及到起源演化问题。原始种类，在本文中有两方面的含义，一个是一般意义上如来自于形态、细胞、分子生物学和化石等证据比较分析而确定的种，另一个是本文分析得到的分类群分支图中较为原始的种类。因此，本文谈系统发育与地理分布相一致，一是各种分类证据确定的原始种类与本文分析得到的分类群分支图中原始种类的一致性；另一个是分类群分支图与分布区分支图之间的一致性，它们之间的一致性，是通过分类群体现的，即分类群分支次序应该与其分布区的分支次序相一致，例如，原始类群和祖先分布区都应该在分类群分支图和分布区分支图的“基部”。祖先分布区一般有原始类群的分布，但原始种类的分布区有可能是也有可能不是祖先分布区。因为绝灭现象有可能使原始种类在祖先分布区中消失了，同时又产生了一些进化的种类；又因为一些既分布在祖先分布区和非祖先分布区的广布种可能使一些祖先分布区被掩盖、混淆了。

分布区分支图还表明中亚与天山，俾路支—阿富汗与帕米尔—阿赖分别形成两个小分支，各自表达了这些分布区地理上的近缘关系。至于 *C. arborescens* 在前苏联远东—我国东北与阿尔泰—萨彦岭之间的间断，我们推测可能是晚近地史变迁过程中产生隔离分化的结果。锦鸡儿属是一个较晚近分化出来的类群（张明理, 1997a, c），间断是隔离分化造成的，而隔离分化主要受生态因子的作用。贝加尔湖东南、蒙古高原现代以及晚近的草原性旱生气候和降水条件是区系和植被产生隔离的自然屏障（Yunatov, 1959），这些区域和屏障限制了 *C. arborescens* 中生性性状的发育，适应它们的是 *C. microphylla*, *C. davazamcii* 等，这些种类与 *C. arborescens* 相比较，是衍生的类群。

致谢 本文承蒙导师吴征镒院士指导，李锡文、李恒、李德铢、武素功、孙必兴、金振洲、汤彦承、应俊生、杨亲二、梁爱萍、张奠湘、钟扬等教授提出了宝贵的修改意见，汤彦承教授惠赠了资料并多次赐教。

附录 性状选取和极性的确定

Appendix The characters selected and their polarity determination

- 1 习性 灌木 $\geq 1\text{m}$ (0), 灌木 $0.5\text{--}1.0\text{m}$ (1), 矮、垫状灌木 $\leq 0.5\text{m}$ (2); 2 小叶片长 $\geq 1\text{cm}$ (0), $< 1\text{cm}$ (1); 3 小叶长/宽 ≤ 2 (0), $2\text{--}3$ (1), > 3 (2); 4 小叶着生方式 羽状复叶(0), 假掌状复叶(1); 5 小叶对数 4–10(0), (2)3–4(1), 2(包括假掌状)(2); 6 叶轴 全部脱落(0), 长枝宿存硬化、短枝脱落或弱存(1), 全部宿存硬化(2); 7 叶轴长 $\geq 2\text{cm}$ (0), $1\text{--}2\text{cm}$ (1), $\leq 1\text{cm}$ (2); 8 花萼形状 钟状(0), 钟状管形、管状(1); 9 花萼齿/筒长 $\leq 1/3$ (0), $1/3\text{--}1/2$ (1), 近等(2); 10 花萼基部 不具囊、不明显偏斜(0), 具囊、明显偏斜(1); 11 花梗长 $\geq 2\text{cm}$ (0), $1\text{--}2\text{cm}$ (1), $\leq 1\text{cm}$ (2); 12 花梗着生方式 簇生或并生(0), 单生(1); 13 花梗上关节所在位置 中上部(0), 下部或无(1); 14 花冠颜色 黄色(0), 红色、紫红色等(1); 15 旗瓣形状 宽圆形、宽倒卵形(0), 宽披针形、狭倒卵

形(1);16 翼瓣耳/爪 $\leq 1/3$ 短耳(0), $1/3-1/2$ (1), 近等、长耳(2);17 子房具毛 无毛(0), 有毛(1);18 荚果长 ≥ 3 cm(0), < 3 cm(1);19 荚果颈长 颈伸出花萼筒(0), 无颈(1);20 荚果内壁具毛 无毛(0), 有毛(1)

[参 考 文 献]

- Axelius B, 1991. Areas of distribution and areas of endemism [J]. *Cladistics*, 7: 197—199
- Bremer K, 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept [J]. *Syst Biol*, 41 (4): 436—445
- Bremer K, 1995. Ancestral areas: optimization and probability [J]. *Syst Biol*, 44 (2): 255—259
- Farris JS, 1970. Methods for computerizing Wagner tree [J]. *Syst Zool*, 28: 200—214
- Farris JS, 1988. Henning 86, version 1.5 [M]. New York
- Gorbunova NN, 1984. De generis *Caragana* Lam. (Fabaceae) notae systematicae [J]. *Nov Sist Vyssh Rast*, 21: 92—100
- Harold AS, Mooi RD, 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria [J]. *Syst Biol*, 43 (2): 261—266
- Humphries CJ, Funk VA, 1984. Cladistic methodology. Heywood VA, Moore DM eds. Current concepts in plant taxonomy [M]. London: Academic Press, 323—364
- Komarov VL, 1908. Generis *Caragana* monographia [J]. *Acta Horti Petrop*, 29 (2): 177—388
- Liu YX (刘瑛心), 1993. *Caragana*. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press, 42 (1): 13—67
- Moore RJ, 1968. Chromosome numbers and phylogeny in *Caragana* (Leguminosae) [J]. *Can Bot J*, 46: 1513—1522
- Morrone JJ, Crisci JV, 1995. Historical biogeography: introduction to methods [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 26: 373—401
- Myers AA, Giller PS (eds.), 1988. Analytical biogeography [M]. London: Chapman & Hall
- Pojarkova AI, 1945. *Caragana*. Komarov ed. Flora of USSR 11 [M]. Moscow & Leningrad.
- Ronquist F, 1994. Ancestral areas and parsimony [J]. *Syst Biol*, 43 (2): 267—274
- Rosen BR, 1985. Long-term geographical controls on regional diversity [J]. *The Open Univ Geol Soc J*, 6: 25—30
- Rosen BR, 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers AA, Giller PS eds. Analytical biogeography [M]. London: Chapman and Hall, 437—481
- Sanczir Cz, 1979. Genus *Caragana* Lam [M]. Systematic, Geography, Phylogeny and Economic Significance in Study on Flora and Vegetation of P. R. Mongolia. Vol. 1. Ulan-Bator: Academic Press. 233—388
- Takhtajan AL, 1969. Flowering Plants Origin and Dispersal [M]. Edinburg: Oliver & Boyd
- Takhtajan AL (塔赫他间 AL著, 黄观程译), 1986. Floristic Division of the World [M]. Beijing: Science Press
- Tany YC (汤彦承), Li LQ (李良干), 1996. On historical elements and Tertiary precursors of Eastern Asian angiospermous flora based on phytogeography of Staphyleaceae, Morinaceae and Caprifoliaceae [J]. *Acta Phytotax Sinica* (植物分类学报), 34 (5): 453—478
- Wu CY (吴征镒), 1979. The regionalization of Chinese flora [J]. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究), 1 (1): 1—22
- Wu CY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究), Supp. IV, 32
- Yakovlev GP, Svazzena OA, 1984. On the species of the genus *Caragana* (Fabaceae) [J]. *Bot Zhur*, 69 (3): 353—358
- Yakovlev GP, Svazzena OA, 1985. On the species of the genus *Caragana* (Fabaceae) [J]. *Bot Zhur*, 70 (7): 909—916
- Yunatov AA (尤纳托夫 AA著, 李继侗译), 1959. Fundamental Vegetation Characteristic of People's Republic of Mongolia [M]. Beijing: Science Press
- Zhang ML (张明理), 1997a. The geographic distribution of the genus *Caragana* in Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas [J]. *Acta Phytotax Sinica* (植物分类学报), 35 (2): 136—147
- Zhang ML (张明理), 1997b. A Numerical Analysis of Endemism in *Caragana* (Fabaceae). In: Xu K-X, Zhang M-L, eds. Advances in Numerical Taxonomy and Information Processing in China [M]. Kunming: Yunnan Sci. and Tech. Press. 45—49
- Zhang ML (张明理), 1997c. A reconstructing phylogeny in *Caragana* (Fabaceae) [J]. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究), 1914: 331—341
- Zhao YZ (赵一之), 1993. Taxonomic study of the genus *Caragana* from China [J]. *Acta Sci Nat Univ Neimenggu* (内蒙古大学自然科学学报), 24 (6): 631—653